Zeitschrift: Botanica Helvetica

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 102 (1992)

Heft: 1

Artikel: Umwelt, Morphologie und Wachstumsmuster klonaler Pflanzen : eine Übersicht

Autor: Stöcklin, Jürg / [s.n.]

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-70923

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 13.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Bot Helv 102: 3–21

0253-1453/92/010003-19 $ 1.50 + 0.20/0
© 1992 Birkhäuser Verlag, Basel

Umwelt, Morphologie und Wachstumsmuster klonaler Pflanzen – eine Übersicht

Jürg Stöcklin

Botanisches Institut der Universität Basel, Schönbeinstraße 6, CH-4056 Basel

Manuskript angenommen am 25. März 1992

Abstract

Stöcklin, J. 1992. Environment, morphology and growth of clonal plants – an overview. Bot. Helv. 102: 3–21.

In contrast to most animals plants are characterized by a modular construction and respond to changing environmental conditions either by growth or discarding of parts, both of which involve a change in size and form of the organism. Clonal growth occurs especially frequently in herbaceous perennials and may be characterized by the distinctive ability to spread laterally. Some advantages of clonal growth include the ability: to rapidly colonize open habitats, to preemtively occupy space by forming dense patches, to avoid competition by fugitive growth, and to forage for resources which are heterogeneously distributed. Such tactics depend on the morphology of clonal units and their arrangement in space and time. I identify and discuss five clonal growth strategies considering differences in (1) growth form, (2) the maximal relative growth rate, (3) the degree fo physiological integration, and (4) growth plasticity. Each strategy offers benefits under particular environmental conditions. Therefore different strategies will prevail in different habitats. This is illustrated with examples from alpine communities.

Key words: Morphology, Modular Growth, Clonal plants, Growth strategy.

1. Einleitung

1.1 Klonales Wachstum als Konsequenz des modulären Baus von Pflanzen

Im Unterschied zur beweglichen Lebensweise der meisten tierischen Organismen sind Pflanzen am Standort verwurzelt und müssen sich im Raum heterogen verteilte Ressourcen durch das Wachstum von Wurzeln und Sproß erschließen. Dies wird begünstigt durch das offene Wachstum von Pflanzen, deren Entwicklung grundsätzlich nie abgeschlossen ist. Pflanzliche Wuchsformen lassen sich deshalb als bestimmte räumliche Anordnung von Basiseinheiten oder Modulen beschreiben (White 1979, 1984). In einem generellen Sinn wird der Begriff Modul bei Pflanzen für unterschiedliche strukturelle Einheiten benutzt, die im Verlauf des Wachstums immer wiederholt werden, z. B. ein Blatt, ein Blatt mit zugehörigem Internodium und Achselknospe, eine Knospe, ein Zweigsystem oder ein Sproß (Harper 1981). In einem engeren Sinn wird der Begriff Modul vor allem von Morphologen verwendet. Gemeint ist dann ein monopodialer Sproß, der das Produkt

eines apikalen Meristems darstellt (Hallé und Oldeman 1970). Als Folge dieser repetitiven Konstruktion kann das Wachstum von Pflanzen und die Entstehung ihrer Form durch populationsdynamische Prozesse beschrieben werden, also durch die Geburts- und Sterberaten einzelner Grundeinheiten (Harper und Bell 1979). Umweltbedingt kann die Zunahme von Grundeinheiten stark variieren, gestoppt werden oder diese können sogar absterben. Der moduläre Bau von Pflanzen ermöglicht deshalb eine große Plastizität hinsichtlich Größe und Form.

Klonales Wachstum ist eine besondere Manifestation des modulären Bauprinzips und bedeutet die sukzessive Bildung neuer Sproßmodule, die sich zumindet potentiell verselbständigen können. Die Grundeinheiten klonaler Pflanzen sind also die apikalen Sproßmeristeme, welche die Fähigkeit besitzen, alle Teile der Pflanze zu produzieren bzw. zu regenerieren. Neugebildete Sprosse können sich unter Umständen vom Mutterorganismus lostrennen und unabhängig weiterexistieren. Auf diese Weise entstandene Tochterpflanzen sind gemeinhin genetisch identisch mit der Mutterpflanze. Die räumliche Entfernung klonaler Sprosse voneinander und der Grad ihrer physiologischen Unabhängigkeit kann sehr unterschiedlich sein. Klonales Wachstum ist auch als „vegetative Vermehrung" bezeichnet worden (Abrahamson 1980). Als Kriterium der vegetativen Vermehrung galt dabei häufig, daß sich die vegetativ gebildeten Pflanzenteile vollständig von der Mutterpflanze lostrennen müssen (Schroeter 1926). So verstanden ist der Begriff „vegetative Vermehrung" oder „vegetative Reproduktion" nicht ausreichend, um das Phänomen klonaler Pflanzen in seiner Vielfalt zu beschreiben. Die Vermehrung unabhängiger Individuen ist nur ein Aspekt klonalen Wachstums (Schmid 1990).

Noble et al. (1979) haben vorgeschlagen, die Wuchsform mehrjähriger Pflanzen als Kontinuum zwischen zwei gegensätzlichen Polen zu betrachten. Einerseits gibt es Pflanzen, deren Evolution gekennzeichnet ist durch Höhenwachstum und die Fähigkeit, Nachbarn in der Konkurrenz um Licht zu übervorteilen. Dieser Selektionsdruck führt letztlich zur baumförmigen Wuchsform oder als Spezialfall zu Lianen.

Andererseits gibt es perenne Pflanzen, deren Evolution durch die Tendenz gekennzeichnet ist, sich lateral auszubreiten, um sich begrenzte Nährstoffreserven und Wasser zu erschließen. Dieser Selektionsdruck fördert basale, seitliche Verzweigungen, die Bildung von Adventivwurzeln an Nodien oder die Bildung von Wurzelsprossen. Eine solche Wuchsform ermöglicht eine große Flexibilität im Verhältnis von oberirdischen zu unterirdischen Teilen und ist häufig verknüpft mit einer Fragmentierung genetischer Individuen inTeilindividuen. Klonales Wachstum ist besonders häufig bei extremen Umweltbedingungen, in lückiger Vegetation, bei kärglichen Bodenressourcen, in mittleren Sukzessionsstadien, bei großem Herbivorendruck oder regelmäßiger Feuereinwirkung, also in Habitaten, in denen nicht die Konkurrenz um möglichst viel Licht dominiert.

Vielfältige morphologische Strukturen ermöglichen es Pflanzen, sich horizontal auszubreiten (Troll 1937). Häufig sind Ausläufer oder Stolonen (lange, dünne unter- oder oberirdische Seitensprosse, die sich bewurzeln können), Rhizome (ausdauernde, unterirdische Speichersprosse mit mehr oder weniger gestauchten Internodien), Sproßknollen (meist unterirdische, zu Speicherorganen umgewandelte Sproßabschnitte), und Ausläuferwurzeln mit Sprossen, die an diesen Wurzeln entstehen. Manchmal können Pflanzen auch fragmentieren, und verschiedene vegetative Teile werden passiv verlagert.

1.2. Die Vorteile der klonalen Wuchsform

Salisbury (1942) stellte fest, daß von den häufigsten Arten in Großbritannien zwei Drittel klonal sind. Söyrinki (1938) gab an, daß 45% aller Arten, die in der alpinen Stufe

in Lappland vorkommen, sich vorwiegend klonal vermehren. Auffällig ist, daß zahlreiche eingeführte Problemunkräuter, die in naturnahe Vegetation einzudringen vermögen, klonal wachsen (Kornas 1990, Thompson 1991 a). Klonales Wachstum muß also unter bestimmten Umständen eine Reihe von Vorteilen mit sich bringen. Einige davon sind nachstehend aufgeführt:

- Das laterale Ausbreitungsvermögen ermöglicht einem Individuum, rasch einen größeren Raum zu besetzen.
- Die Etablierung aus Samen ist häufig mit großen Risiken verbunden und der Etablierungserfolg klein. Der Aufwand zur Samenproduktion kann deshalb sehr groß werden. Die monokarpe Palme *Corypha* z. B. produziert 250 000 Samen und wendet dazu 15% ihrer Biomasse auf (Bell und Tomlinson 1980). Im Vergleich dazu ist das Etablierungsrisiko eines vegetativ erzeugten Sprosses klein, weil er von der Mutterpflanze unterstützt werden kann.
- Bei klonalen Pflanzen ist das Risiko eines genetischen Individuums, zu sterben, klein. Das Mortalitätsrisiko wird auf die einzelnen Teile eines Klons verteilt (Cook 1979).
- Klonales Wachstum ist die effizienteste Form, eine einmal etablierte Population einer Art aufrechtzuerhalten (van Andel 1975, Bradbury und Hofstra 1977). Genotypen, die sich an einem Standort bewährt haben, können sich rasch vermehren und ausbreiten.
- Die mehr oder weniger integrierten Sproßpopulationen klonaler Pflanzen sind häufig sehr konkurrenzkräftig, lassen keine Keimlinge anderer Arten aufkommen und sind in der Lage, in benachbarte Populationen einzudringen (Ovington 1953).
- Horizontales Wachstum kombiniert mit ihrer großen Plastizität erleichtert es klonalen Pflanzen, sich im Raum heterogen verteilte Ressourcen anzueignen (Bazzaz 1991).

Die aufgeführten Möglichkeiten kommen durch die spezielle Morphologie und das Wachstumsmuster klonaler Pflanzen zustande (Lovell und Lovell 1985). Im folgenden soll deshalb zuerst nach den Faktoren gefragt werden, welche die Architektur und das Wachstum einer klonalen Pflanze beeinflussen. Weshalb gibt es klonale Pflanzen, deren Teile rasch fragmentieren, während andere integrierte Bestandteile eines Ganzen bleiben? Weshalb gibt es z. B. Arten mit langen, dünnen Stolonen und solche, die kurze, dicke Rhizome haben; Welche Rolle spielen plastische Formveränderungen? Schließlich soll gezeigt werden, daß auf Grund der Wuchsform (1), der maximalen Wachstumsrate (2), dem Ausmaß physiologischer Integration (3) und der unterschiedlichen Fähigkeit zu plastischen Formveränderungen (4) eine beschränkte Anzahl *klonaler Wachstumsstrategien* beschrieben werden kann, die sich durch bestimmte funktionelle Attribute wie Konkurrenzfähigkeit, Besiedlungsfähigkeit oder die Aneignung beschränkter Ressourcen unterscheiden. Unter Strategien werden im Verlauf der Evolution entstandene charakteristische Merkmalskombinationen oder Anpassungen einer Art an bestimmte Umweltverhältnisse verstanden, die es dieser ermöglichen, in entsprechenden Habitaten besser zu gedeihen als in anderen (Stearns 1976).

2. Wuchsformtypen klonaler Pflanzen

Hallé und Oldeman (1970) haben den genetisch bestimmten Entwicklungsplan einer Pflanze als architektonisches Modell bezeichnet und am Beispiel tropischer Bäume gezeigt, daß sich auf Grund einfacher Kriterien (terminale oder laterale Verzweigung, monopodiales oder sympodiales Wachstum, verzweigte oder unverzweigte Stämme, plagiotropes oder orthotropes Wachstum, kontinuierliches oder rhythmisches Wachstum)

eine begrenzte Zahl (23) qualitativer Modelle von Baumtypen beschreiben läßt. Die realisierte Form von Pflanzen besitzt zusätzlich eine opportunistische Komponente, indem der genetisch determinierte Entwicklungsplan durch Umwelteinwirkungen und zufällige Faktoren modifiziert werden kann. Diese opportunistische Komponente kann bei klonalen Pflanzen besonders ausgeprägt sein, und das Ausmaß dieser Plastizität selbst ist wiederum genetisch determiniert (Thompson 1991 b).

Erste Versuche, die äußere Form von Pflanzen ökologisch zu interpretieren, gehen bis ins 19. Jh. zurück. Humboldt (1808) beschrieb 19 verschiedene physiognomische Wuchsformen mit dem Ziel, Vegetationstypen zu charakterisieren. Warming (1909), Schimper (1903) und später Raunkiaer (1934) benützten bestimmte morphologische Merkmale, um die Vielfalt der Wuchsformen nach ökologischen Gesichtspunkten zu charakterisieren. Hallé et al. (1978) versuchten, die bereits erwähnten Modelle von Hallé und Oldeman (1970) im Hinblick auf bestimmte ökologische Situationen zu interpretieren.

In den letzten Jahren wurden zur Beschreibung klonaler Wuchsformen vermehrt quantitative Modelle entwickelt. (Smith und Palmer 1976, Bell 1979, Bell et al. 1979, Waller and Steingraeber 1985, Ford 1987). Diese beruhen meistens auf dem Prinzip des modulären Wachstums von Pflanzen. Demnach lassen sich unterschiedliche geometrische Wachstumsmuster klonaler Pflanzen durch die vielfache Wiederholung einfacher Wachstumsregeln simulieren.

Nach Bell und Tomlinson (1980) wird die Organisation eines Rhizomsystems durch folgende Kriterien bestimmt: durch die Lage einer Knospe oder eines Meristems, durch den Zeitpunkt des Auswachsens dieses Meristems und schließlich durch das Schicksal der Meristeme, die entweder in Ruhe verharren können oder je nach Lage und Zeitpunkt des Auswachsens verschiedene strukturelle Einheiten (z. B. aufrechte Sprosse oder horizontale Rhizome) bilden. Das spezifische geometrische Muster von Rhizomsystemen läßt sich demnach durch 3 einfache Parameter modellieren. (1) den Verzweigungswinkel, (2) die Länge von Rhizomeinheiten, die die einzelnen Sprosse voneinander trennt und (3) eine lineare Komponente, d. h. das Ausmaß kontinuierlichen Wachstums in derselben Richtung wie das elterliche Rhizom. Die Autoren beschreiben 3 grundlegende Verzweigungsmuster klonaler Pflanzen (Abb. 1) und kommen zu dem Schluß, daß diese Muster adaptiv sind und bestimmte Eigenschaften hinsichtlich einer optimalen Erschließung und Ausnützung des Substrats haben müssen.

Die lückenlose Aufteilung einer Fläche ist am effizientesten durch ein Sechseck-Muster möglich, weil Sechsecke bei minimalem Umfang eine maximale Flächendeckung erreichen. Tatsächlich läßt sich eine Rhizomorganisation, die auf einem Sechseck-Muster beruht, in zahlreichen nicht miteinander verwandten Pflanzenfamilien finden. Ausführlich hat Bell (1979) dieses Muster für *Alpinia speciosa* beschrieben (Abb. 1 a), Smith and Palmer (1976) für *Solidago altissima*. Diesem Muster fehlt die lineare Komponente weitgehend, während die Verzweigung die Form eines Y mit ca. 120°-Winkel hat. Das führt notwendigerweise zu dicht gepackten Sproßkolonien, wobei z. B. bei *Alpinia* die Abweichung vom regelmäßigen 120°-Winkel dazu führt, daß Lücken zwischen den einzelnen Sprossen aufgefüllt werden.

Das klonale Wachstum von *Medeola virginiana* oder *Oxalis corniculata* ist gekennzeichnet durch eine lineare Komponente und Verzweigungswinkel von 45°. Diese Kombination hat zur Konsequenz, daß sich ein Klon kontinuierlich ausdehnt, gleichzeitig aber ein einmal besetztes Gebiet nach allen Richtungen hin durchwächst. Der Winkel von 45° bewirkt, daß die Sprosse nicht aufeinanderfallen, da Achtecke nie lückenlos aneinandergelegt werden können. Die Wuchsform von *Medeola* ist ausgesprochen plastisch, weil eine Bank ruhender Knospen vorhanden ist, die unter günstigen Umständen oder bei

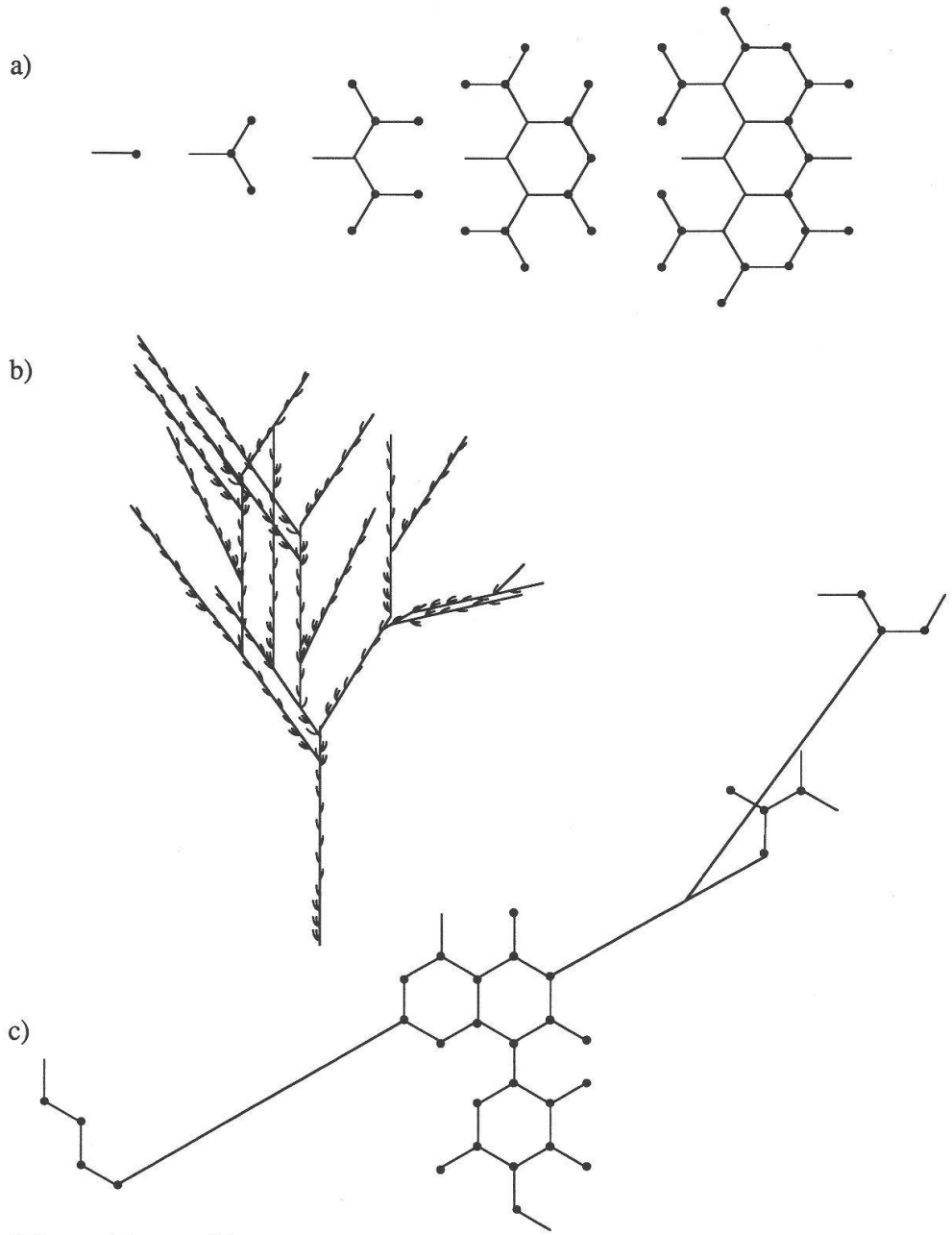

Abb. 1. Schematisierte Rhizommuster klonaler Pflanzen: a) Entwicklung eines Sechseck-Musters von *Alpinia speciosa* b) Lineares Verzweigungsmuster von *Carex arenaria c)* Polymorphes Rhizommuster von *Maranta* spec. (Schwarze Punkte (a, c) und kurze Striche (b) repräsentieren aufrechte Sprosse, weitere Erklärung im Text). (Nach Bell et al. 1979).

Verletzungen auswachsen können. *Medeola* ist typischerweise ein auf dem Waldboden herumwandernder Klon.

Vorwiegend lineare Verzweigungssysteme weisen z. B. *Agropyron repens* oder die von Noble et al. (1979) untersuchte *Carex arenaria* auf (Abb. 1 b). Die Architektur von *Carex arenaria* beruht auf zwei unterschiedlichen Modul-Typen, nämlich linear wachsenden Rhizomen mit langen Internodien und jeweils einem aufrechten Sproß am Ende und Bereicherungssprossen ohne horizontale Komponente. Obwohl das Wachstum streng

deterministisch ist, wird eine plastische Wuchsform realisiert, da die Mobilisierung der Bereicherungssprosse vom Nährstoffgehalt des Bodens und der Wasserverfügbarkeit abhängig ist. Durch gelegentliche unregelmäßige Verzweigungen kommt es bei *Carex arenaria* zu Abweichungen von der Linearität.

Die morphologische Organisation vieler Rhizomsysteme ist durch einen Polymorphismus gekennzeichnet. So kann es zur Ausbildung von Rhizommustern kommen, bei welchen dicht gepackte raumausfüllende Klonteile mit einer linearen Komponente abwechseln. Ein Beispiel ist das von Bell et al. (1979) beschriebene Rhizomuster von *Maranta* spec. (Abb. 1 c) mit 2 Typen von Rhizomabschnitten, von welchen der eine 8mal länger ist als der andere. Allerdings weisen auch viele ausgesprochen lineare Systeme kolonisierender Gräser und Seggen einen Polymorphismus in der Sproßorganisation auf, z. B. *Ammophila arenaria* (Huiskes 1979) oder *Carex bigelowii* (Carlsson and Callaghan 1990).

Die Nützlichkeit geometrischer Modelle von Rhizommustern klonaler Pflanzen wurde verschiedentlich in Frage gestellt, weil solche Modelle implizit davon ausgehen, daß Verzweigungswinkel, Internodienlängen und das Schicksal von Meristemen auf genetisch fixierten Wachstumsregeln beruhen. Die verwendeten Parameter beruhen auf empirisch erhobenen Mittelwerten und bleiben konstant, die Modelle sind also deterministisch und stationär. Die generierten Muster widerspiegeln deshalb selten die Kompliziertheit der Form realer Pflanzen und auch nicht ihre große Variabilität (Cook 1985, 1988). Dem wird in neueren Modellen vermehrt Rechnung getragen. Es werden stochastische Elemente eingeführt, sich ändernde Umweltfaktoren berücksichtigt und die Wachstumsregeln größen- bzw. dichteabhängig gemacht (nichtstationäre Modelle). Durch solche kompliziertere Wachstumsmodelle läßt sich simulieren, wie die Wuchsform klonaler Arten auf eine heterogene Umwelt reagiert (Sutherland und Stillmann 1988), wie sich die Häufigkeit und das Ausmaß von Störungen auf das Überleben von Klonen auswirkt (Bell 1984) oder wie die Wachstumsrate vom Verzweigungswinkel abhängt und sich demnach unterschiedliche morphologische Muster auf die Konkurrenzfähigkeit der Pflanzen auswirken (Ford 1987).

3. Der Gegensatz von Phalanx- und Guerilla-Arten

Klonale Wuchsformen lassen sich nach der unterschiedlichen Entfernung ihrer Module vom jeweiligen Mutter-Modul entlang eines Kontinuums anordnen. Die beiden Extreme dieses Kontinuums sind von Clegg (1978) als Phalanx und Guerilla bezeichnet worden und Lovett Doust und Lovett Doust (1982) haben sie in den Rang von Kampfstrategien klonaler Pflanzen erhoben. Wegen ihrer Anschaulichkeit werden diese Begriffe häufig zur Charakterisierung von Wuchsformen verwendet, nicht zuletzt weil diese beiden Extremformen eine Reihe von Charakteristika (Tab. 1) aufweisen, die den Zusammenhang zwischen Umweltfaktoren in einem Habitat und den vorherrschenden Wuchsformen verdeutlichen können (Schmid 1985, Sackville Hamilton et al. 1987).

Bei der Charakterisierung von Phalanx- und Guerilla-Arten wird allerdings selten berücksichtigt, daß sich Pflanzen hinsichtlich ihrer Ansprüche stark unterscheiden und unter optimalen Bedingungen unterschiedlich rasch wachsen. Arten, die vorwiegend in unproduktiven Habitaten vorkommen, weisen meist eine geringere maximale Wachstumsrate auf als Arten produktiver Standorte (Grime und Hunt 1975). Die Konsequenzen dieser Unterschiede für die Wachstumsstrategien von Pflanzen wurden von Grime (1979) ausführlich diskutiert. Die häufig konstatierte Konkurrenzkraft von Phalanx-Ar-

Tab. 1. Unterschiede zwischen Phalanx- und Guerilla-Arten (ergänzt nach Lovett Doust and Lovett Doust 1982).

Phalanx-Arten	Guerilla-Arten
Dicht gepackte Sprosse. Verschiedene Klone wenig durchmischt. Lokale Populationen genetisch einheitlich.	Lose aggregierte Sprosse. Verschiedene Klone durcheinandergemischt. Lokale Populationen genetisch heterogen.
Laterales Wachstum einzelner Klone eher langsam. Starke Verzweigungstendenz.	Rasches laterales Klonwachstum. Kolonisierung offener Standorte in lückiger Vegetation. Lineare Wachstumskomponente dominierend.
Pflanzen durch eine effiziente Raum- und Nährstoffausnützung gekennzeichnet. Bei hoher Produktivität konkurrenzfähig und resistent gegen das Eindringen anderer Arten.	Konkurrenzschwach und der Konkurrenz ausweichend.
Deterministisches Wachstum vorherrschend.	Opportunistisches Wachstum ausgeprägt, z. B. selektive Ausnützung von Lücken oder nährstoffreicher Gebiete.
Meist hochintegrierte Klone.	Meist schwach integriert.

ten beruht auf der Kombination von kompakter Wuchsform und einer hohen Wachstumsrate bzw. der raschen Mobilisierung von Ressourcen aus unterirdischen Rhizomen im Frühjahr. Hingegen sind langlebige klonale Pflanzen mit kompakter Wuchsform, deterministischem Wachstum und kleinen Wachstumsraten auch in unproduktiven Habitaten, z. B. in arktisch-alpiner Vegetation häufig. Die Rolle der Konkurrenz tritt hier zurück. Polsterpflanzen oder Spaliersträucher zeichnen sich vielmehr durch physiologische Anpassungen an die extremen klimatischen Verhältnisse und die geringe Produktivität arktisch-alpiner Habitate aus (Callaghan und Emanuelsson 1985, Callaghan 1988). Persistente Verbindung zwischen einzelnen Sprossen, große Speicherfähigkeit in langlebigen Strukturen und starke physiologische Integration in Verbindung mit geringer Produktivität ermöglichen diesen Pflanzen eine ökonomische Ausnützung und Remobilisierung aufgenommener Ressourcen und finden sich in arktisch-alpiner Vegetation auch bei Arten mit lockerer, expandierender Wuchsform (Carlsson et al. 1990). Ein solches Verhalten klonaler Pflanzen in unproduktiven Habitaten wurde von de Kroon und Schieving (1990) auf Grund ihrer Untersuchung mit *Carex flacca* als "Konservative Strategie" bezeichnet. Sie setzen diese in Kontrast zu einer „Konsolidierungs-Strategie", d. h. zu einem Verhalten von konkurrenzkräftigen Arten mit hoher Wachstumsrate, die die Fähigkeit besitzen, verfügbare Ressourcen zu monopolisieren und uniforme Bestände aufzubauen. Bei Guerilla-Arten spielt eine große Produktivität eine geringere Rolle, eher schon die Fähigkeit, heterogen verteilte Ressourcen optimal auszunützen.

4. Die Rolle klonaler Integration für die Wachstumsstrategien klonaler Pflanzen

Bei klonalen Pflanzen sind die einzelnen Teile zumindest zum Zeitpunkt ihrer Entstehung miteinander verbunden, und interne Regulationsmechanismen zwischen verschiedenen Sprossen sind möglich. Die Existenz von Verbindungen allein ist allerdings noch kein Beweis für eine funktionelle Integration. Untersuchungen verschiedener klonaler Pflanzen konnten jedoch häufig eine physiologische Abhängigkeit zwischen Sprossen nachweisen (Pitelka und Ashmun 1985).

Für Gräser und Seggen ist die Abhängigkeit der Sprosse voneinander am eindeutigsten belegt. Wie erwartet werden kann, unterstützen ältere Sprosse jüngere während ihrer frühen Entwickung. Diese Unterstützung kann unterschiedlich lange anhalten, nimmt aber meistens rasch ab und die Sprosse sind dann weitgehend unabhängig (Übersichten bei Hutchings und Bradbury 1986 und Marshall 1990). Nicht nur die asymmetrische Unterstützung neugebildeter Sprosse konnte nachgewiesen werden, sondern auch eine wechselseitige Unterstützung bereits ausgewachsener Pflanzenteile. Es gibt Arten, bei welchen die einzelnen Sprosse nie völlig unabhängig werden. Reproduzierende Sprosse von *Hordeum vulgare* (Anderson-Taylor und Marshall 1983) oder von *Lolium perenne* (Ong und Marshall 1975) werden z. B. von vegetativen Sprossen unterstützt. Wichtig ist die Integration von Klonen besonders unter Streßbedingungen. Werden Gräser durch das Entblättern oder die Beschattung einzelner Teile gestreßt, können die üblichen Translokationswege von Assimilaten verändert werden. Miteinander verbundene Sprosse, die vorher weitgehend unabhängig waren, werden physiologisch integriert (Marshall und Sagar 1965, Gifford und Marshall 1973, Forde 1966 a, b). Bei der arktischen Segge *Carex bigelowii* mit ihren langlebigen Sprossen konnten Jonsdottir und Callaghan (1989, 1990) auch einen basipetalen Transport von Wasser und Nährstoffen durch die Rhizomachse und damit eine starke Integration nachweisen. Hingegen scheint Integration in vorweigend linearen Systemen auf eine Richtung beschränkt zu sein. In den räumlich weit separierten Sprossen von Gräsern und Seggen (*Carex arenaria, Cynodon dactylon*) konnte nur ein akropetaler Fluß von Assimilaten nachgewiesen werden. Hinweise für die Unterstützung älterer durch jüngere Sprosse fanden sich nicht (Noble et al. 1979).

Bei Kräutern wurde klonale Integration seltener gefunden. Bestätigt wurde der akropetale Transport zur Unterstützung neugebildeter Sprosse, so bei *Viola* spp. (Newell 1982), *Ranunculus repens* (Ginzo und Lovell 1973) oder *Solidago canadensis* (Hartnett und Bazzaz 1983). Vereinzelt ist auch bei krautigen Pflanzen die Reintegration von vorher unabhängigen Sproßmodulen nachgewiesen worden (z. B. bei *Clintonia borealis, Viola blanda)*, allerdings auch das Fehlen solcher Integration bei *Aster acuminatus* oder *Viola lanceolata (*Ashmun et al. 1982, Newell 1982). Bezeichnenderweise zeigen viele klonale Arten keine dichteabhängige Mortalität ihrer Sprosse, wie man das erwarten würde, wenn die Sproßmodule physiologisch unabhängig wären (Hutchings 1979).

Für die Wachstumsstrategien klonaler Pflanzen lassen sich folgende Schlußfolgerungen ziehen (Tab. 2): Integration, besonders der akropetale Transport, ist eine Grundbedingung für horizontales Wachstum und deshalb ein essentieller Aspekt klonaler Organisation. Bei Guerilla-Arten, die durch ihre Besiedlungsfähigkeit charakterisiert sind, findet sich deshalb vorwiegend ein akropetaler Transport von Ressourcen. Eine weitergehende Integration auch zwischen älteren Klonteilen ist bei Phalanx-Arten zu erwarten und wurde in verschiedenen Fällen auch nachgewiesen (Hartnett und Bazzaz 1983, Pitelka und Ashmun 1985). Einmal aufgenommene Nährstoffe können aus absterbenden Sprossen recycliert und verlagert werden. So speichern *Epilobium angustifolium* (van Andel 1975), *Brachypodium pinnatum* (Stöcklin und Gisi 1989) und *Molinia coerulea*

Tab. 2. Die verschiedenen Typen des klonalen Wachstums bei Pflanzen und der Grad der Integration ihres Sproßsystems.

Wuchsformtyp	**Art der Integration**
Explorative klonale Pflanzen mit Sproßsystemen, bei welchen die lineare Komponente dominiert.	Vorwiegend akropetaler Transport von Ressourcen, d.h. Integration gering.
Klonale Arten mit ausgesprochenem Dimorphismus im Sproßsystem.	Akropetale und basipetale Bewegung von Ressourcen. Die Integration ist lokal begrenzt.
Klonale Arten mit dichtgepackten, raumausfüllenden Sprossen.	Hochintegrierte Systeme.

(Morton 1977) in unterirdischen Organen recyclierte Nährstoffe und remobilisieren diese zum Zeitpunkt des Austreibens. Das dadurch ermöglichte rasche Wachstum verschafft diesen Arten Konkurrenzvorteile. Integration erlaubt auch einen sparsamen Umgang mit knappen Ressourcen und ermöglicht es, diese innerhalb des Klons zu monopolisieren. Carlsson et al. (1990) betonten die Bedeutung klonaler Integration für die effiziente Ausnützung begrenzter Ressourcen speziell in arktisch-alpinen Habitaten. Die Integrationsfähigkeit eines Klons ermöglicht einer Pflanze schließlich, Verluste durch Streß oder Störungen, die nur Teile des Klons betreffen, zu kompensieren. Gräser, die konstanter Beweidung ausgesetzt sind, sind typischerweise stark integriert.

5. Umweltbedingte Plastizität klonaler Wuchsformen

Zahlreiche klonale Pflanzen können ihre Wachstumsmuster und damit ihre Form auf Grund variabler Umweltbedingungen verändern (Tomlinson 1982). So stellte Salisbury (1942) fest, daß *Galeobdolon luteum* und *Lithospermum coeruleum* in trockenen Sommern wenig Samen ansetzen, sich dafür stärker vegetativ ausbreiten. *Trientalis borealis* produziert an feuchten Standorten längere Rhizome als an trockenen sandigen Orten (Anderson und Loucks 1973). Auch *Solidago* intensiviert die laterale Ausbreitung unter feuchteren Bedingungen (Werner und Platt 1976). Für *Tussilago farfara* ist gezeigt worden, daß das Wachstum der Rhizome durch erhöhte Nährstoffverfügbarkeit reduziert wird (Ogden 1974). Eine große Plastizität tritt bei Arten mit Wurzelknospen auf. Weil die Bildung von Wurzelverzweigungen ein opportunistischer Prozeß ist (Lyford 1980), ist diese Plastizität besonders ausgeprägt, wenn die Bildung von Wurzelknospen an Ausläuferwurzeln stattfindet, wie z.B. bei *Epilobium angustifolium* oder *E. fleischeri* (Stöcklin 1992). Die Intensität der Wurzelknospenbildung wird durch das Wachstum der assimilierenden Sproßpopulation bestimmt. *E. fleischeri* z.B. wächst an günstigen Standorten zu halbstrauchartigen, vielsprossigen Stöcken heran, während an armen Standorten Einzelsprosse an langen Ausläufern häufiger sind (Stöcklin 1990). Für *E. angustifolium* konnte gezeigt werden, daß bei Nährstoffarmut im Boden relativ mehr ins Wurzelsystem und in Ausläuferwurzeln investiert wird als bei guten Nährstoffbedingungen und es dadurch zu einer verstärkten horizontalen Ausbreitung kommt (Stöcklin unpubl.).

Knospen können die Fähigkeit zur Bildung morphologisch unterschiedlicher Modultypen haben. *Agropyron repens* entwickelt bei geringen N-Konzentrationen die meisten

basalen Blattachselknospen zu Rhizomen, bei hohen N-Konzentrationen hingegen zu aufrechten Halmen (Mc Intyre 1967, 1972). Bei *Brachypodium pinnatum* führt Nährstoffanreicherung am Boden zu einer verstärkten Stoffspeicherung in Rhizomen, einem größeren Anteil kürzerer Rhizome und einer Zunahme der Anzahl der Sprosse pro Fläche (Stöcklin und Gisi 1989). Bei alpinen Geröllpflanzen sind durch die Umwelt kontrollierter Sproßdimorphismus bzw. unterschiedliche Internodienlängen häufig (Hess 1909). Die Knospen der Grundachse von *Trisetum distichophyllum* wachsen zu langen, im Geröll kriechenden Wandertrieben aus. Durch Lichteinwirkung kommt es zu einer extremen Verkürzung der Internodienlänge und zur Bildung von Assimilationstrieben; an feinerdereichen Stellen sogar zur Ausbildung richtiggehender Horste (Hartmann 1955). Der auf instabilen Pionierstandorten wachsende *Rumex scutatus* besitzt Stengelglieder, die durch das Substrat wachsen. Auch hier führt Lichteinwirkung zu einer Verkürzung der Internodien. Die Auswirkungen geringer Lichtmengen auf die Sproßmorphologie sind seit langem bekannt; sie spielen bei plastischen Veränderungen klonaler Pflanzen eine wichtige Rolle. Bei Geröllpflanzen kommen morphologische Veränderungen oft in Kombination mit mechanischen Einwirkungen vor. Das mehrköpfige Rhizom von *Oxyria digyna* z. B. reagiert auf Überschüttung durch Internodienstreckung, und beim Gletscherhahnenfuß kommt es durch mechanische Einwirkungen zur Bildung ablegerartiger Kriechsprosse, die sich sproßbürtig bewurzeln (Hess 1909). Eine extreme Reaktion auf mechanische Beanspruchung ist die Regeneration ganzer Sprosse als Folge von Verletzungen, auch als traumatische Iteration bezeichnet (Castro e Santos 1980). Diese ermöglicht es perennen Pflanzen, auch an stark gestörten Standorten zu überleben.

In letzter Zeit ist der opportunistische Aspekt klonaler Wuchsformen mit dem Suchverhalten von Tieren nach Futter verglichen worden (Sutherland 1987) oder wurde unter dem Begriff „Habitat choice" diskutiert (Bazzaz 1991). Vor allem Pflanzen mit langen Ausläufern sind in der Lage, auf eine heterogene Umwelt so zu reagieren, daß die meisten Sproßmodule in günstige Gebiete zu liegen kommen. Eriksson (1986) konnte nachweisen, daß *Potentilla anserina* ihre neugebildeten Sprosse bevorzugt in offene und konkurrenzfreie Stellen plaziert. Für *Trifolium repens* ist bekannt, daß es sich an offenen Standorten intensiv verzweigt, hingegen unter Konkurrenz vorwiegend linear wächst (Harper 1983). Dasselbe Verhalten zeigt *Ranunculus repens* (Ginzo und Lovell 1973) und *Ammophila arenaria* (Pavlik 1983) in Abhängigkeit von der N-Konzentration.

Die wichtigsten Voraussetzungen für ein an Tiere erinnerndes Verhaltensmuster von Pflanzen sind variable Internodien-Längen und variable Verzweigungsintensität. Slade und Hutchings (1987a, b, 1988) haben ein solches „Foraging" für *Glechoma hederacea* experimentell nachgewiesen. Sie konnten zeigen, daß diese Pflanze bei geringem Nährstoff- und Lichtangebot und wenig Licht sich wenig verzweigt und lange Internodien produziert, während unter günstigen Nährstoff- und Lichtbedingungen intensivere Verzweigungen und kürzere Internodien auftreten. Für Arten mit kompakten Sproßpopulationen, z. B. *Bellis perennis*, konnte ein solches Verhalten nicht nachgewiesen werden (Schmid 1986). Dies deutet darauf hin, daß kompakte Sproßsysteme generell auch ein stärker deterministisch bestimmtes Wachstum aufweisen. Sutherland und Stillmann (1988) haben mit Hilfe eines Modells versucht, das optimale Verhalten klonaler Pflanzen in einer heterogenen Umwelt zu simulieren, und ihre Voraussagen anhand einer Literaturübersicht überprüft. Wie vorausgesagt, war die Verzweigungsintensität unter günstigen Verhältnissen bei fast allen untersuchten Arten intensiver, während sich die Verzweigungswinkel nicht veränderten. Hinsichtlich der Länge ihrer Internodien entsprachen fast alle Arten nicht den Erwartungen des Modells und zeigten an günstigen Standorten längere Internodien und nicht die erwartete Verkürzung. Die Autoren vermuten, daß

Sproßmodule an besseren Standorten die Ressourcen intensiver ausnützen und deshalb ein größeres Umfeld haben. Eigene Untersuchungen an *Epilobium fleischeri* und anderen Pionierpflanzen haben gezeigt, daß es an günstigen Standorten häufig zu intensiver Verzweigung bereits etablierter Sprosse kommen kann, gleichzeitig aber auch zu einer stärkeren klonalen Ausbreitung (Stöcklin 1990).

Die Wuchsform vieler Pflanzen wird in vorhersagbarer Weise durch Umweltfaktoren verändert. Die aufgeführten Beispiele zeigen, daß eine solche Plastizität es klonalen Pflanzen ermöglicht, von ungünstigen Standorten wegzuwachsen und auf bessere Bedingungen durch intensiviertes Wachstum anzusprechen. Ein solches „exploratives" Wachstum findet sich typischerweise bei Arten mit wenig aggregierten Sprossen, nicht aber bei den deterministisch wachsenden Phalanx-Arten.

6. Charakterisierung von klonalen Wachstumsstrategien

Bisher ist gezeigt worden, daß typische Eigenschaften klonaler Pflanzen wie Konkurenzfähigkeit, Besiedlungsfähigkeit oder die Möglichkeit, sich beschränkte Ressourcen anzueignen, durch verschiedene Merkmale beeinflußt werden. Diskutiert wurden vier Merkmale, nämlich die Rolle unterschiedlicher Wuchsformen, das Ausmaß klonaler Integration, unterschiedliche maximale Wachstumsraten und die morphologische Plastizität der Pflanzen. Im folgenden soll gezeigt werden, daß sich durch die unterschiedliche Kombination dieser Merkmale eine beschränkte Anzahl *dynamischer Wachstums-*

Tab. 3. Beschreibung und Charakterisierung von 5 klonalen Wachstumsstrategien durch ihre Wuchsform, den Grad ihrer Integration, die Produktivität (max. Wachstumsrate) und die Plastizität der Wachstumsmuster (für die Strategie maßgebliche Eigenschaften sind fett hervorgehoben).

Typ	Wuchs-form	Inte-gration	Produk-tivität	Plasti-zität	Zusätzliche Beschreibung
Konservative Strategie	Phalanx	stark	**gering**	klein	Spezialisten in extremen, unproduktiven Habitaten. Häufig Rohbodenpioniere.
Dominanz-Strategie	**Phalanx**	stark	**groß**	klein	Konkurrenzstarke, oft bestandbildende Arten. Typischerweise dominante Pflanzen mittlerer Sukzessionsstadien.
Pragmatische Strategie	**Zwischen-formen**	lokal	variabel	klein	Lückenfüllende, nicht bestandbildende Arten mit breitem Habitatsspektrum.
Expansions-strategie	**Guerilla**	gering	variabel	**klein**	Expansive Pionierpflanzen offener Habitate mit im Verhältnis zur Höhe großer lateraler Ausbreitung.
Explorations-strategie	Guerilla	gering	variabel	**groß**	Spezialisten in kleinräumig heterogenen, mehr oder weniger offenen Habitaten und unter Umständen instabilen Böden.

strategien klonaler Pflanzen ableiten läßt, die sich durch charakteristische Eigenschaften auszeichnen und deutlich voneinander abgrenzbar sind (Tab. 3.). Dabei schließen sich bestimmte denkbare Merkmalskombinationen aus. Dicht gepackte Sproßsysteme sind in der Regel stark, Klone mit vorwiegend linearer Komponente hingegen meistens schwach integriert. Integration wäre bei Pflanzen mit stark expansivem Wachstum wahrscheinlich mit allzu großen physiologischen Kosten verbunden. Die Wuchsform von Phalanx-Arten ist stark deterministisch geprägt und plastische Wachstumsmuster sind unwahrscheinlich. Bei Guerilla-Formen sind hingegen sowohl unplastische, vorwiegend expansive Arten denkbar, als auch plastische Wachstumsmuster, die sich räumlich heterogenen Verhältnissen anpassen können. Bei Arten mit kompakter Wuchsform spielt die Wachstumsrate eine entscheidende Rolle für ihre Konkurrenzkraft, während bei anderen Wuchsformen eine unterschiedliche Produktivität nicht maßgeblich ins Gewicht fällt. Die charakteristischen Merkmalskombination von fünf deutlich abgrenzbaren klonalen Wachstumsstrategien sind in der Tabelle 3 zusammengestellt. Diese Strategien mit ihren charakteristischen Eigenschaften werden im folgenden knapp beschrieben.

1. Konservative Strategie: Dicht gepackte Sproßsysteme mit vorwiegend deterministischem Wachstum, starker Integration und häufig gemeinsamer Pfahlwurzel, gut entwikkelten Speicherkapazitäten, aber von geringer Produktivität und geringer Konkurrenzkraft (z. B. Polsterpflanzen oder alpine Spaliersträucher).

2. Dominanz-Strategie: Vorwiegend dicht gepackte, raumausfüllende Sproßsysteme mit hoher Integration, vorwiegend deterministischem Wachstum und verhältnismäßig hoher Produktivität, in der Regel wenig plastisch (z. B. *Solidago altissima, Brachypodium pinnatum, Rumex alpinus, Spartina anglica,* viele horstbildende Gräser und Seggen).

3. Pragmatische Strategie: Weder typische Phalanx- noch Guerrilla-Arten, sondern unauffällige klonale Arten, häufig mit sich gelegentlich verzweigendem Rhizom oder seltener polymorphe Klone, bei denen dichter gepackte Klonteile mit mehr linear wachsenden Teilen kombiniert sind. Die Integration ist schwach, bzw. lokal begrenzt, die Plastizität gering. Arten mit breitem Habitatsspektrum, die selten bestandbildend auftreten. (z. B. *Campanula cochlearifolia, Doronicum grandiflorum, Leontodon helveticus, Polygonatum* spec., *Pyrola chlorantha*).

4. Expansions-Strategie: Klone mit vorherrschend linearen Sproßsystemen, bei welchen die laterale Ausbreitung im Verhältnis zur Höhe deutlich überwiegt. Die Integration der Klone ist gering, bzw. der akropetale Transport von Ressourcen überwiegt. Die Plastizität der Wachstumsmuster ist klein (z. B. *Carex arenaria, Ammophila arenaria, Agrostis stolonifera*).

5. Explorierende Strategie: Klone mit lockerem Sproßsystem und mehr oder weniger ausgeprägt linearer Komponente, die sich durch plastische Wachstumsmuster auszeichnen. Die morphologische Plastizität erlaubt solchen Arten, bei heterogenen Habitatsbedingungen aus ungünstigen Gebieten wegzuwachsen und auf bessere Bedingungen durch intensiviertes Wachstum anzusprechen, dadurch unter Umständen ausgesprochen polymorph. Typischerweise handelt es sich um Arten mit einem Suchverhalten, das an Tiere erinnert („Foraging", z. B. *Glechoma hederacea, Trisetum distichophyllum, Prunella vulgaris, Trifolium repens, Epilobium fleischeri).*

Von den beschriebenen Strategien nicht erfaßt wird eine besondere Kategorie klonaler Pflanzen, nämlich solche mit Brutzwiebeln, apomiktisch entstandenen Samen oder vegetativ gebildeten samenähnlichen Gebilden (Bulbillen). Wegen ihrer geringen Häufigkeit wird diese Kategorie im folgenden Beispiel den aklonalen Arten zugerechnet.

Auf Grund der unterschiedlichen Merkmalskombinationen ist zu erwarten, daß die verschiedenen Strategien unterschiedliche Habitate bevorzugen. Dies soll abschließend

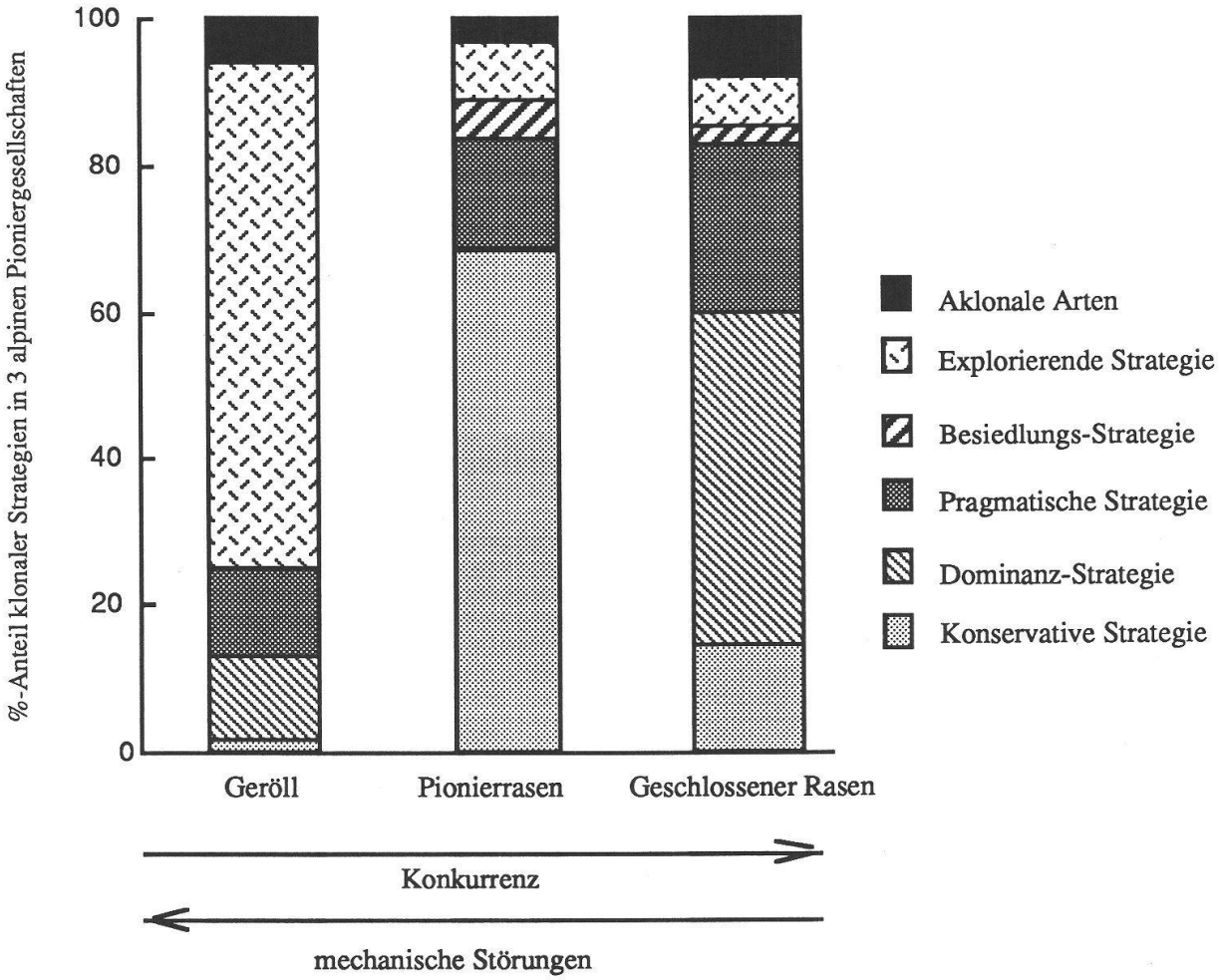

Abb. 2. Prozentanteil von 5 klonalen Wachstumsstrategien und aklonaler Arten in 3 alpinen Pioniergesellschaften auf Kalk auf der Kleinen Furka, Scesaplanagebiet ca. 2180 m ü. M: Vegetation auf Geröll mit *Thlaspi rotundifolium*, Pionierrasen (Firmetum) und mehr oder weniger geschlossener Rasen (Seslerieto-Semperviretum).

an einem Beispiel illustriert werden. In Abb. 2 ist der prozentuale Anteil der 5 Strategien sowie aklonaler Arten in drei alpinen Pflanzengesellschaften dargestellt, die beim Übergang von Kalkvegetation auf Schutt und Geröll mit *Thlaspi rotundifolium* über ein Initialstadium des Firmetum mit *Dryas octopetala* bis zum mehr oder weniger geschlossenen Rasen vom Typ des Seslerieto-Semperviretum auftreten. Diese Entwicklung wird oft als Sukzession angesprochen. Die Instabilität des Substrats und mechanische Störungen nehmen von der offenen Pioniergesellschaft über den Pionierrasen bis zum geschlossenen Rasen rasch ab, während die Konkurrenz stark zunimmt. Die Abbildung beruht auf Artenlisten und mittleren Deckungsanteilen einer solchen Übergangssituation auf der Kleinen Furka in den Schweizer Alpen, die Hartmann (1955) aufgenommen hat. Jede der insgesamt 52 Arten wurde den 5 Strategien bzw. einer Gruppe aklonaler Arten zugeordnet (Tabelle 4 im Anhang). Dies geschah im wesentlichen auf Grund der von Hartmann beschriebenen Wuchsformen und vegetativen Fortpflanzungstypen; in kritischen Fällen wurden die Beschreibungen von Hess (1909), Schroeter (1926) oder eigene Beobachtungen beigezogen.

Tab. 4. Deckungsanteile von 52 Arten, welche in einem Seslerieto-Semperviretum (A) mit Deckung von ca. 85%, einem Firmetum-Initialrasen (B) mit Deckung von ca. 50% und einer Pioniergesellschaft auf Geröll (C) mit 5–10% Deckung vorkommen (Nomenklatur nach Ehrendorfer 1973). In der hintersten Spalte ist jede Art einer Wachstumsstrategie zugeordnet: 0 = aklonale Art, 1 = Konservative Strategie, 2 = Dominanz-Strategie, 3 = Pragmatische Strategie, 4 = Expansions-Strategie, 5 = Explorierende Strategie.

	A %	B %	C %	Typ
Carex sempervirens	18.2			2
Sesleria varia	13.0			2
Erica herbacea	9.4	0.8		2
Carex firma	6.8	28.7		1
Rhododendron hirsutum	4.7			2
Festuca pumila	4.2	1.6	3.7	2
Dryas octopetala	4.2	32.8		1
Aster bellidiastrum	3.1	1.7		3
Gentiana clusii	2.6			3
Androsace chamaejasme	2.6	1.7		5
Polygala chamaebuxus	2.6			3
Thymus serpyllum	2.1			3
Biscutella laevigata	2.1	4.9		4
Selaginella selaginoides	2.1			3
Hieracium bifidum	2.1	0.8		3
Pedicularis rostrato-capitata	2.1			aklonal
Polygonum viviparum	2.1			aklonal
Globularia cordifolia	2.1			1
Bartsia alpina	1.6	3.3		3
Galium pumilum	1.6			3
Ranunculus alpestris	1.1	1.6		aklonal
Gentiana verna	1.1	0.8		3
Euphrasia minima	1.0	1.6		aklonal
Ranunculus montanus	1.0			aklonal
Homogyne alpina	1.0			3
Crepis jacquinii	0.5	4.1		3
Soldanella alpina	0.5	1.7		3
Minuartia verna	0.5			1
Potentilla aurea	0.5			3
Anthyllis vulneraria ssp. *alpestris*	0.5			aklonal
Alchemilla hoppeana	0.5	1.7	3.7	3
Ligusticum mutellina	0.5			3
Valeriana supina	0.5	3.3	16.0	5
Campanula scheuchzeri	0.5			3
Saxifraga caesia	0.5	4.9		1
Salix retusa	0.5	0.8	1.3	1
Moehringia ciliata		0.8	7.4	3
Campanula cochleariifolia		0.8	2.5	5
Thlaspi rotundifolium		0.8	12.3	5
Arabis pumila		0.8		1
Galium helveticum			8.7	5
Viola calcarata			7.4	5
Silene vulgaris ssp. *glareosa*			6.2	5
Cirsium spinosissimum			6.2	2
Poa alpina var. *vivipara*			4.9	2
Hutchinsia alpina			4.9	5
Linaria alpina			4.9	aklonal
Saxifraga aphylla			2.5	5
Rumex scutatus			2.5	5
Cerastium latifolium			2.5	5
Sedum atratum			1.2	aklonal
Cystopteris fragilis			1.2	3

Die Pioniergesellschaft auf Geröll wird durch Arten mit „Explorierender Strategie" dominiert (Abb. 2), die den heterogenen Verhältnissen und der Beweglichkeit des Substrats am ehesten gerecht werden. Im Initialrasen dominieren *Carex firma* und *Dryas octopetala,* Pflanzen mit „Konservativer Strategie". Die beiden Arten tragen hier durch eine intensive Durchwurzelung des Substrats zur Bodenstabilisierung bei. Im Seslerio-Semperviretum überwiegen konkurrenzstarke Arten der „Dominanz-Strategie", es finden sich aber auch zahlreiche Arten mit anderen Strategien, vorwiegend mit „Pragmatischer Strategie", die sich wegen der nicht 100%igen Deckung in dieser Rasengesellschaft gut halten können. Diese Kombination mehrerer Strategien ist ein Hinweis auf die noch wenig untersuchte Bedeutung biotischer Interaktionen, namentlich von Konkurrenz und Konkurrenzvermeidung, für charakteristische Merkmale klonaler Pflanzen. Bei völlig geschlossenem Rasen ist zu erwarten, daß die konkurrenzstarke „Dominanzstrategie" noch stärker überwiegt. Das Beispiel verdeutlicht wegen der extremen Verhältnisse in alpiner Pioniervegetation, daß verschiedene klonale Strategien nicht zufällig verteilt sind und daß der oben gemachten Einteilung in mehrere Strategien tatsächlich Anpassungen an unterschiedliche Umweltfaktoren zugrundeliegen.

Pflanzen agieren bzw. reagieren auf die Umwelt im Unterschied zu Tieren vorwiegend durch ihr Wachstum oder den Verlust von Teilen und damit durch eine Veränderung ihrer Form und Größe. Klonales Wachstum ist bei krautigen Pflanzen ausgesprochen häufig und ermöglicht es perennen Pflanzen, sich lateral auszubreiten. Die im Text beschriebenen 5 klonalen Wachstumsstrategien entsprechen unterschiedlichen Manifestationen dieses lateralen Ausbreitungswachstums. Jede zeichnet sich durch andere Merkmalskombinationen aus, die unter bestimmten Umweltbedingungen von Vorteil sind. Deshalb treten diese Strategien in entsprechenden Situationen mit unterschiedlicher Häufigkeit auf, wie dies am Beispiel alpiner Gesellschaften gezeigt werden konnte. In Pionierhabitaten ist generell zu erwarten, daß Arten mit explorierender oder expansiver Strategie dominieren. Mit zunehmender Deckung tritt eine Kombination mehrerer Strategien auf. In geschlossenen alpinen Rasengesellschaften schließlich nehmen konkurrenzstarke Arten der Dominanzstrategie überhand.

Diese Arbeit entstand dank der finanziellen Unterstützung des Treubel-Fonds der Freiwilligen Akademischen Gesellschaft in Basel. Für die kritische Durchsicht des Manuskripts danke ich R. Erhardt, Ch. Körner, D. Matthies und B. Schmid.

Literatur

Abrahamson W. G. 1980. Demography and vegetative reproduction. In: Solbrig O. T. (ed.), Demography and Evolution in Plant Populations. Blackwell Sci. Publ., Oxford: 89–106.

van Andel J. 1975. A study on the population dynamics of the perennial plant species *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. Oecologia 19: 329–337.

Anderson R. C. and Loucks O. L. 1973. Aspects of the biology of *Trientalis borealis* Raf. Ecology 54: 798–808.

Anderson-Taylor G. and Marshall C. 1983. Root-tiller interrelations in spring barley (*Hordeum distichum* L.). Ann. Bot. 51: 47–58.

Ashmun J. W., Thomas R. J. and Pitelka L. F. 1982. Translocation of photoassimilates between sister ramets in two rhizomatous forest herbs. Ann. Bot. 49: 403–415.

Bazzaz F. A. 1991. Habitat selection in plants. The American Naturalist 137: 116–130.

Bell A. D. 1979. The hexagonal branching pattern of rhizomes of *Alpinia speciosa* L. (Zingiberaceae). Ann. Bot. 43: 209–223.

Bell A. D. 1984. Dynamic morphology: a contribution to plant population ecology, 48–65. In: Dirzo R. and Sarukhan J. (eds.), Perspectives on Plant Population Ecology. Sinauer Ass. Inc., Sunderland (Mass.)

Bell A. D., Roberts D. and Smith A. 1979. Branching patterns: the simulation of plant architecture. J. Theor. Biol. 81:351–375.

Bell A. D. and Tomlinson P. B. 1980. Adaptive architecture in rhizomatous plants. Bot. J. Linn. Soc. 80:125–160.

Bradbury I. K. and Hofstra G. 1977. Assimilate distribution patterns and carbohydrate concentration changes in organs of *Solidago canadensis* during an annual development cycle. Can. J. Bot. 55:1121–1127.

Callaghan T. V. 1988. Physiological and demographic implications of modular construction in cold environments, 111–135. In: Davy A. J. et al. (eds.), Population Biology of Plants. Blackwell, Oxford.

Callaghan T. V. and Emanuelsson U. 1985. Population structure and processes of tundra plants and vegetation, 399–439. In: White J. (ed.), The Population Structure of Vegetation. Junk Publishers, Dordrecht

Carlsson B. A. and Callaghan T. V. 1990. Programmed tiller differentiation, intraclonal density regulation and nutrient dynamics in *Carex bigelowii*. Oikos 58:219–230.

Carlsson B. A. et al. 1990. Aspects of clonality in the arctic: a comparison between *Lycopodium annotinum* and *Carex bigelowii*, 131–151. In: van Groenendael J. and de Kroon H. (eds), Clonal Growth in Plants. SPB Academic Publishing, The Haque.

Castro e Santos A. 1980. Essai de classification des arbres selon leur capacité de réiteration. Biotropica 12:187–194.

Clegg L. 1978. The morphology of clonal growth and its relevance to the population dynamics of perennial plants. Ph.D. dissertation, Univ. of Wales, Bangor, UK.

Cook R. E. 1979. Patterns of juvenile mortality and recruitment in plants, 207–231. In: Solbrig O. T. et al. (ed.), Topics of Plant Population Biology. Columbia Univ. Press.

Cook R. E. 1983. Clonal Plant Populations. American Scientist 71:244–253.

Cook R. E. 1985. Growth and development in clonal plant populations, 259–296. In: Jackson J. B. C., Buss L. W. and Cook R. E. (eds.), Population Biology and Evolution of Clonal Organisms. Yale Univ. Press, New Haven.

Cook R. E. 1988. Growth in *Medeola virginiana* clones. I. Field observations. Am. J. Bot. 75:725–731.

Ehrendorfer F. 1973. Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. G. Fischer, Stuttgart.

Eriksson O. 1986. Mobility and space capture in the stoloniferous plant *Potentilla anserina*. Oikos 46:82–87.

Ford H. 1987. Investigating the ecological and evolutionary significance of plant growth form using stochastic simulation. Annals of Botany 59: 487–494.

Forde B. J. 1966a. Translocation in grasses. I. Bermuda grass. N. Z. J. Bot. 4:479–495.

Forde B. J. 1966b. Translocation in grasses. II. Perennial ryegrass and couch grass. N. Z. J. Bot. 4:496–514.

Gifford R. M. and Marshall C. 1973. Photosynthesis and assimilate distribution in *Lolium multiflorum* Lam. following differential tiller defoliation. Aust. J. Biol. Sci. 26:517–526.

Ginzo H. D. and Lovell P. H. 1973. Aspects of the comparative physiology of *Ranunculus bulbosus* L. and *R. repens* L. II. Carbon dioxide assimilation and distribution of photosynthates. Ann. Bot. 37:765–776.

Grime J. P. 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. Wiley, Chichester. 222 S.

Grime J. P. and Hunt R. 1975. Relative growth rate: Its range and adaptive significance in a local flora. J. Ecol. 63: 393–422.

Hallé F. et Oldeman R. A. A. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Collection de monographies de botanique et de biologie végétale, No. 6. Masson & Cie., Paris.

Hallé F., Oldeman R. A. A. and Tomlinson P. B. 1978. Tropical Trees and Forests: an Architecural Analysis. Springer, New York & Heidelberg.

Harper J. L. 1977. Plant Population Biology. Academic Press, New York.
Harper J. L. 1981. The concept of population in modular organisms, 53–77. In: May R. M. (ed.), Theoretical Ecology: Prinziples and Applications. Blackwell, Oxford.
Harper J. L. 1983. A Darwinian plant ecology, 323–345. In: Bendall D. S. (ed.), Evolution from Molecules to Men. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
Harper J. L. and Bell A. D. 1979. The population dynamics of growth form in organisms with modular construction. In: Anderson R. M. et al. (eds.), Population Dynamics. 20th. Symposium of the Brit. Ecol. Soc. Blackwell, London.
Hartmann H. 1955. Studien über die vegetative Fortpflanzung in den Hochalpen. Dissertation, Univ. Zürich.
Hartnett D. C. and Bazzaz F. A. 1983. Physiological integration among intraclonal ramets in *Solidago canadensis*. Ecology 64:779–788.
Hess E. 1909. Über die Wuchsformen der alpinen Geröllpflanzen. Dissertation, Univ. Zürich.
Huiskes A. H. L. 1979. Biological Flora of the British Isles: *Ammophila arenaria* (L.) Link. J. Ecol. 67:363–382.
Humbold A. 1808. Ansichten der Natur mit wissenschaftlichen Erläuterungen. Tübingen.
Hutchings M. J. 1979. Weight-density relationship in ramet populations of clonal perennial herbs, with special reference to the -3/2 power law. J. Ecol. 73:21–33.
Hutchings M. J. and Bradbury J. K. 1986. Ecological Perspectives on Clonal Perennial Herbs. BioScience 36:178–183.
Jonsdottir I. S. and Callaghan T. V. 1989. Localized defoliation stress and the movement of C-photoassimilates between tillers of *Carex bigelowii*. Oikos 54:211–219.
Jonsdottir I. S. and Callaghan T. V. 1990. Intraclonal translocation of ammonium and nitrate nitrogen in *Carex bigelowii* Torr. ex Schwein. using 15N and nitrate reductase assays. New. Phytol. 114:419–428.
Kornas J. 1990. Plant invasions in Central Europe: historical and ecological aspects, 19–36. In: Di Castri F., Hansen A. J. and Debusche M. (eds.), Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin. Kluwer, The Nederlands.
de Kroon H. and Schieving F. 1990. Resource partitioning in relation to clonal growth strategy, 113–130. In: van Groenendael J. and de Kroon H. (eds.), Clonal Growth in Plants. SPB Academic Publishing, The Hague.
Lovell P. H. and Lovell. P. J. 1985. The importance of plant form as an determining factor in competition and habitat exploitation, 209–221. In: White J. (ed.), Studies in Plant Demography. Academic Press, London.
Lovett Doust L. and Lovett Doust J. 1982. The battle strategies of plants. New Scientist 8:81–84.
Lyford W. H. 1980. Development of the root system of northern red oak (*Quercus rubra* L.). Harvard Forest Paper No. 21:30 S.
Marshall C. 1990. Source-sink relations of interconnected ramets, 23–41. In: van Groenendael J. and de Kroon H. (eds), Clonal Growth in Plants. SPB Academic Publishing, The Hague.
Marshall C. and Sagar G. R. 1965. The influence of defoliation on the distribution of assimilates in *Lolium multiflorum* Lam. Ann. Bot. 29:365–370.
Mc Intyre G. I. 1967. Environmental control of bud and rhizome development in the seedlings of *Agropyron repens* (L.) Beauv. Can. J. Bot. 45:1315–1326.
Mc Intyre G. I. 1972. Studies on bud development in the rhizome of *Agropyron repens*. II. The effect of nitrogen supply. Can. J. Bot. 50:393–401.
Morton A. H. 1977. Mineral nutrient pathways in a Molinietum in autumn and winter. J. Ecol. 65:993–999.
Newell S. J. 1982. Translocation of ^{14}C photoassimilate in two stoloniferous *Viola* species. Bull Torrey Bot. Club. 109:306–317.
Noble J. C., Bell A. D. and Harper J. L. 1979. The population biology of plants with clonal growth. I. The morphology and structural demography of *Carex arenaria*. J. Ecol. 67:983–1008.
Ogden J. 1974. The reproductive strategy of higher plants: II. The reproductive strategy of *Tussilago farfara* L. J. Ecol. 62:291–324.

Ong C. K. and Marshall C. 1979. The growth and survival of severely-shaded tillers in *Lolium perenne* L. Ann. Bot. 43:147–155.
Ovington J. D. 1953. A study of invasion by *Holcus mollis* L. J. Ecol. 41:35–52.
Pavlik B. M. 1983. Nutrient and productivity relations of the dune grasses *Ammophila arenaria* and *Elymus mollis*. III. Spatial aspects of clonal expansion with reference to rhizome growth and the dispersal of buds. Bull. Torrey. Bot. Club 110:271–279.
Pitelka L. F. and Ashmun J. W. 1985. Physiology and integration of ramets in clonal plants, 399–435. In: Jackson J. B. C., Buss L. W. and Cook R. E. (eds.), Population Biology and Evolution of Clonal Organisms. Yale Univ. Press, New Haven.
Rauh W. 1937. Die Bildung von Hypokotyl und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. Nova Acta Leopoldina, N. F. 4:395–553.
Raunkiaer C. 1934. The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography. Clarendon Press, Oxford.
Sackville Hamilton N. R., Schmid B. and Harper J. L. 1987. Life history concepts and the population biology of clonal organisms. Proc. R. Soc. Lond. B 232:35–57.
Salisbury E. J. 1942. The Reproductive Capacity of Plants: Studies in Quantitative Biology. G. Bell & Sons, London.
Schimper A. F. 1903. Plant Geography upon a Physiological Basis. Clarendon Press, Oxford.
Schmid B. 1985. Clonal growth in grassland perennials. II. Growth form and fine-scale colonizing ability. J. Ecol. 73:809–818.
Schmid B. 1986. Spatial dynamics and integration within clones of grassland perennials with different growth form. Proc. R. Soc. Lond. B 232:35–57.
Schmid B. 1990. Some ecological and evolutionary consequences of modular organization and clonal growth in plants. Evol. Trends in Plants 4:25–34.
Schmid B. and Bazzaz F. A. 1990. Plasticity in plant size and architecture in rhizome-derived vs. seed derived *Solidago* and *Aster*. Ecology 71:523–535.
Schroeter C. 1926. Das Pflanzenleben der Alpen. 2. Aufl., Zürich.
Slade A. J. and Hutchings M. J. 1987a. The effects of light intensity on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. J. Ecol. 75:95–112.
Slade A. J. and Hutchings M. J. 1987b. The effects of light intensity on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. J. Ecol. 75:639–650.
Slade A. J. and Hutchings M. J. 1988. Aspects of the structure of clonal perennial herbs. In: Werger M. J. A. (ed.), Plant Form and Vegetation Structure. SPB, Den Haag: 121–133.
Smith A. P. and Palmer J. O. 1976. Vegetative reproduction and close packing in a successional plant species. Nature, Lond. 261:232–233.
Söyrinki N. 1938. Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo-Lapplands. I. Allgemeiner Teil. Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo 11:83–89, 124–147.
Stearns S. C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. Quart. Rev. Biol. 51:3–47.
Stöcklin J. 1990. Populationsstruktur des Rohbodenpioniers *Epilobium fleischeri* Hochst. auf dem Morteratsch-Gletschervorfeld. Verh. Ges. f. Ökol. 19/2:30–43.
Stöcklin J. 1992. Differences in the location of subcotyledonary buds among *Epilobium angustifolium* L., *E. dodonaei* Vill. and *E. fleischeri* Hochst. and effects an architecture and population structure. Bot. J. Linn. Soc. 108:35–47.
Stöcklin J. und Gisi U. 1989. Veränderungen der Versorgung der Vegetation mit Stickstoff, Phosphor and Kalium nach Brachlegung von Magerwiesen. Oecol. Plant. 10:397–410.
Stöcklin J. und Zoller H. 1991. Vergleich von Lebenszyklus und Populationsstruktur bei Höhenvikarianten der Gattung *Epilobium*, 147–164. In: Schmid B. und Stöcklin J. (eds.), Populationsbiologie der Pflanzen. Birkhäuser, Basel.
Sutherland W. J. 1987. Growth and foraging behaviour. Nature 330:18–19.
Sutherland W. J. and Stillmann R. A. 1988. The foraging tactics of plants. Oikos 52:239–244.
Thompson J. D. 1991a. The biology of an invasive plant. BioScience 41:393–401.
Thompson J. D. 1991b. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. TREE 6:246–249.

Tomlinson P. B. 1982. Chance and design in the construction of plants. In: Sattler R. (ed.), Axioms and principles of plant construction. Acta biotheoretica 31 A: 162–183.
Troll W. 1937–1942. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. 3 Bd., Berlin.
Waller D. M. and Steingraeber D. A. 1985. Branching and modular growth: Theoretical models and empirical patterns, 225–257. In: Jackson J. B. C., Buss L. W. and Cook R. E. (eds.), Population Biology and Evolution of Clonal Organisms. Yale Univ. Press, New Haven.
Warming E. 1909. Oecology of Plants. An Introduction of the Study of Plant Communities. Clarendon Press, Oxford.
Werner P. A. and Platt W. J. 1976. Ecological relationships of co-occurring golden rods (*Solidago:* Compositae). Am. Nat. 110: 957–971.
White J. 1979. The plant as a metapopulation. Ann. Rev. Syst. 10:109–145.
White J. 1984. Plant metamerism, 15–47. In: Dirzo R. and Sarukhan J. (eds.), Perspectives on Plant Population Biology. Sinauer Ass. Inc., Sunderland (Mass.).